

NOTE SUR LE MÉCANISME
DE LA STRIDULATION
CHEZ *MECONEMA VARIUM* FABR.

[ORTHOPT. PHASGONURIDAE]

par P. CAPPE DE BAILLON.

Dans le groupe des Insectes Orthoptères qui constituent la famille des Locustiens, le mâle, et quelquefois la femelle, possèdent un appareil stridulant.

Situé à la base des ailes antérieures, l'organe fait nécessairement défaut chez les formes aptères, mais il est parfaitement constitué chez les espèces à ailes réduites. Les *Phaneropterinae*, les *Ephippigerinae*, les *Decticinae* en offrent un grand nombre d'exemples; il suffit de rappeler le nom des genres *Orphania*, *Leptophyes*, *Isophya*, *Ephippigerida*, *Pholidoptera*, *Chelidoptera*.

L'absence d'un appareil sonore différencié, chez les formes à ailes normalement développées, est une exception; elle a été signalée depuis longtemps dans le genre *Meconema*.

Une déduction bien légitime a fait conclure de l'absence d'organe à l'absence de fonction, et l'opinion s'est accréditée que les *Meconema* ne stridulaient jamais. Les mœurs très spéciales de la plupart des *Meconeminae* sont la principale cause de cette erreur; il est impossible de faire l'éthologie de ces Insectes sans recourir à l'élevage. En captivité, le *Meconema varium* passe la journée dans une immobilité complète, solidement cramponné à la face inférieure des feuilles, avec lesquelles il est, d'ailleurs, parfaitement homochrome. Il sort de son inertie, à de rares intervalles, pour humer les premières gouttes de pluie qui viennent secouer la feuille sous laquelle il s'abrite. A la tombée du jour commence sa vie active. Avec une agilité surprenante (1), il explore les rameaux et les feuilles en tous sens, à

(1) Le *Meconema varium* ne se sert presque jamais de ses ailes et, malgré la brusquerie et la rapidité de ses mouvements, ne tombe que très rarement. Si l'on en juge par le petit nombre d'individus que les plus violentes tempêtes font choir des grands arbres, l'Insecte au repos serait également doué de moyens spéciaux pour adhérer au support. Il semble bien que son assurance

la recherche de sa nourriture, — son régime est surtout carnivore — ou encore pour obéir à l'instinct qui doit assurer sa reproduction. C'est donc à ce moment de la journée, vers huit ou neuf heures du soir, ou plus tard, qu'il faut observer le mâle si l'on veut connaître ses habitudes; or la conviction est bien vite acquise que le *Meconema varium* ♂, possède la faculté d'émettre des sons qui, par le timbre, le rythme et la durée, rappellent la stridulation des autres Locustiens.

Le fait a été signalé par GERHARDT (14) dans une note sur l'accouplement et le spermatophore des *Phasgonuridae* et des *Gryllidae*; mais l'auteur attribue la production des sons à des chocs répétés de l'extrémité abdominale contre le corps solide sous-jacent. Les mâles, dit GERHARDT, « schlungen die Hinterleibsspitze in rascher Vibration gegen die Unterlage » (p. 16).

Il est exact que, pendant toute la durée du bruit, l'extrémité abdominale de l'Insecte est animée d'un mouvement vibratoire intense; mais il en est de même des élytres, et il est permis de se demander si les élytres n'ont pas une part au moins égale à celle des derniers segments abdominaux dans la production des sons. A défaut d'expériences décisives telles que le seraient, par exemple, la résection ou l'immobilisation des élytres, la suppression du support solide ou sonore, voici quelques indications de nature à faciliter la solution du problème.

Après une revue rapide de la bibliographie et une mise au point de la question, je rappellerai dans ses grandes lignes la constitution de l'appareil sonore des Locustiens; viendront ensuite les particularités de structure offertes par les élytres du *Meconema varium* et les hypothèses qu'elles suggèrent pour expliquer la formation des sons.

A. REVUE BIBLIOGRAPHIQUE.

Dans le second volume de son *Traité d'Entomologie*, GIRARD (76) a réuni les données courantes relatives au *Meconema varium*; quelques mots seulement ont trait à la stridulation: « Le mâle, affirme l'auteur, ne stridule pas » (p. 177).

BREHM est moins explicite, à en juger par ce passage tiré de la tra-

dans la course et sa puissance de fixation sont dues beaucoup plus au développement de la région adhésive des tarsez qu'à celui des griffes terminales de leur dernier article. Il n'est pas rare de voir les larves des *Meconema* effectuer leurs mues, la tête en bas, sans autre point d'appui que la lame de verre poli qui forme la paroi de leur cage. L'examen au microscope montre que l'article du tarse adhère à la vitre par une portion considérable de sa surface, tandis que les griffes, fortement relevées, ne peuvent jouer aucun rôle.

duction française de KUNCKEL D'HERCULAIS (80) : « On ne l'entend jamais résonner (la sauterelle des chênes) (1), ce qui tient peut-être à ce qu'elle ne chante que dans la cime des arbres » (p. 439).

BRUNNER (82), dans un travail exclusivement consacré à la description des espèces, se contente, comme de juste, de signaler l'absence de l'appareil sonore chez les *Meconeminae* : « Besonders charakteristisch, — dit-il, — ist die Abwesenheit des Stridulationsorganes auf den Deckflügeln » (p. 296). Dans la description du genre *Meconema*, l'affirmation prend une forme encore plus précise : « *tympano in ♂ nullo* » (ibid).

COBELLI (1908) a étudié la structure de l'élytre du *Meconema brevipeune*. Après avoir rappelé la description qu'en a donnée KRAUSS : « Elytren gelbgrün, sehr kurz, sich in der Mittellinie berührend, mit dichtem Venennetze versehen, kein Stridulationsapparat », l'auteur ajoute : « Se si osservano le elitre del maschio ad un ingrandimento di 130, si vede che le nervature sono percorse da un fitta rète di sottili trachee con intermiste molte vescichette sferiche.... Queste vescichette sferiche ora non sono altro che una dilatazione dell' intiera parete della trachee lungo il suo decorso, ed ora si trovano sospese all' estremità finale della trachee, in modo da figurare quasi un frutto portato dal suo picciuolo » (p. 30). Le diamètre de ces vésicules oscille entre 9 et 16 μ ; on en compte 144 sur un élytre, 150 sur l'autre; elles n'existent que chez le mâle; leur fonction biologique est inconnue.

En termes poétiques, SWINTON (1909) mentionne, après bien d'autres, le déficit constaté chez les *Meconema* : « The beautiful little *Meconema thalassina* (= *M. varium* FABR.) that seems to be carved out of green ivory, which is often seen on the rose-bush and in the lime-tree avenue in September and October, is unfortunately not musical » (p. 450).

B. DONNÉES DE L'OBSERVATION.

a. L'appareil sonore des Locustiens.

L'organe du *Phasgonura viridissima* peut servir de modèle. Il est situé sur le bord postérieur des élytres, tout près de leur base et se compose essentiellement d'une membrane vibrante, ou tympan, portée par l'élytre droit et d'une sorte d'archet, ou radula, situé sur l'élytre

(1) Cette appellation ne convient pas au *Meconema varium*; l'Insecte vit indifféremment sur tous les arbres, mais de préférence sur les espèces à écorce rugueuse, chêne, orme, etc... (Contribution anatomique et physiologique à l'étude de la reproduction chez les Locustiens et les Grilloniens, I. La ponte et l'éclosion chez les Locustiens; *La Cellule*, t. XXXI, fasc. 1.)

gauche et destiné à provoquer par frottement la vibration de la membrane (1).

La membrane vibrante est une mince pellicule de chitine parfaitement transparente et tendue entre les côtés rigides d'un pentagone formé par une nervure accessoire de l'élytre, la nervure circulaire; elle mesure 2,5 mm. de diamètre.

La nervure est robuste et dessine un relief accentué à la surface de l'élytre; elle se dédouble, sur une certaine étendue de son parcours, pour former le côté du polygone le plus proche de la base de l'aile.

Au niveau du tympan, le bord libre de l'élytre s'incurve légèrement vers l'intérieur, contourne un instant le polygone tympanal, puis s'écarte de nouveau pour former un lobe arrondi qui représente l'angle postérieur de l'élytre, et gagner ensuite le point d'insertion des ailes antérieures sur le mésothorax. C'est à cet endroit, à l'angle et sur le bord libre de l'élytre droit, qu'est située la nervure de friction contre laquelle viendra frotter l'archet.

Elle constitue une sorte d'ourlet en arc de cercle qui court le long du bord du lobe et fait saillie à la surface de ce dernier sous la forme d'une crête aiguë.

Quant à l'élytre gauche, il est la reproduction exacte de l'élytre droit, réserve faite de quelques différences intéressant précisément l'appareil sonore.

La nervure circulaire est ici moins saillante et si elle dessine encore nettement les contours d'un pentagone, elle envahit de ramifications accessoires le champ polygonal. Ce dernier ne mérite donc pas le nom de membrane vibrante; il est d'ailleurs opaque et pigmenté comme les régions avoisinantes de l'élytre.

Le seul point intéressant à noter est la présence, sur la face inférieure de l'élytre, et immédiatement au-dessus du champ polygonal quand l'aile est au repos, d'une nervure surélevée à direction générale nettement perpendiculaire à celle de l'organe du vol.

Cette nervure, à large base et légèrement arquée, est garnie sur toute sa longueur de dents allongées dans le sens transversal qui rappellent par leur régularité le crénelage d'une pièce de monnaie.

C'est la radula, l'archet dont le frottement contre la nervure de

(1) Dans son ouvrage sur les Insectes, BERLESE (1909, p. 706) représente l'élytre gauche du *Phasgonura viridissima* muni d'un tympan en plus de la radula. Bien que, de fait, le tympan ait son correspondant sur l'élytre gauche, il n'est réellement membrane vibrante que sur l'élytre droit. Il semble donc préférable de ne pas employer ce mot dans la description des deux élytres.

friction portée par l'élytre droit, détermine les vibrations de la membrane tympanique et, dans une certaine mesure, celles de l'organe du vol tout entier.

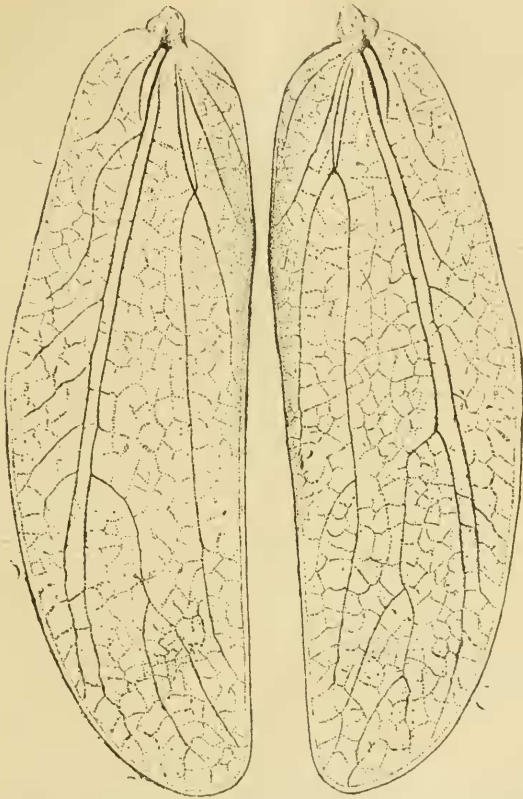


Fig. 1. *Meconema varium* Fabr. ♂. — Élytres vus par la face supérieure.

Nécessairement solidaires de l'appareil sonore, les élytres, en effet, participent à ses mouvements vibratoires; ils amplifient ou modifient les sons produits par le tympan et leur donnent le timbre caractéristique du type *Phasgonura*.

b. La production des sons chez le *Meconema varium*.

Il suffit de jeter un coup d'œil sur les élytres du mâle du *Meco-*

nema varium (fig. 1), pour se convaincre que rien, absolument rien, dans la région basale, ne rappelle l'appareil que l'on vient de décrire (1).

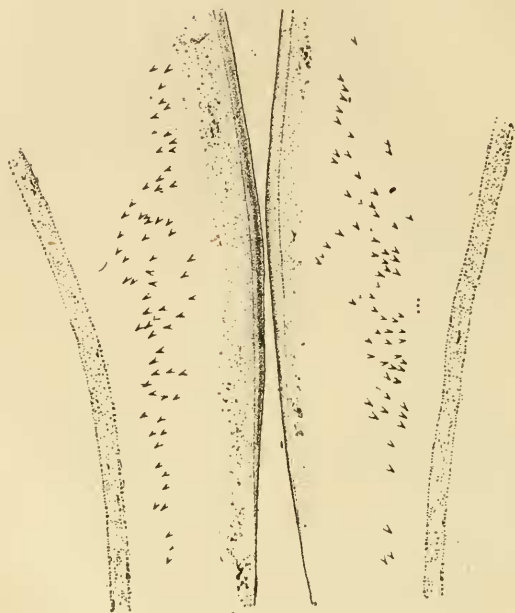


Fig. 2. *Meconema varium* Fabr, ♂. — La région denticulée des élytres vue par la face supérieure.

La nervure circulaire y fait totalement défaut et la chitine a partout la même épaisseur et la même pigmentation verdâtre.

Par ailleurs, il semble bien résulter des observations faites sur l'attitude de l'insecte pendant la stridulation, sur le mouvement des

(1) Dans son Histoire Naturelle des Insectes (Orthoptères), Paris, 1839, SERVILLE décrit comme il suit les élytres du *Meconema varium* : « Elytres légèrement opaques, d'un vert jaunâtre, fortement réticulées (*sic*) : organe stridulant de l'élytre gauche, roussâtre » (p. 604). Cette description, difficile à justifier au point de vue anatomique, laisserait croire que la stridulation de l'insecte était connue à l'époque à laquelle écrivait SERVILLE ; il m'a été impossible de recueillir un seul document positif sur ce point.

élytres et sur la nature des sons produits, que le mécanisme de l'appareil sonore, se ramène, chez le *Meconema varium*, comme chez le *Phasgonura viridissima*, au simple frottement des élytres l'un contre l'autre.

L'attitude de l'Insecte, pendant toute la durée du chant, est identique à celle que prennent les autres Locustiens : l'extrémité de l'abdomen est infléchie vers le sol et les élytres sont légèrement relevés en arrière (1).

Le mouvement des élytres, autant qu'on peut l'observer dans d'aussi mauvaises conditions — le *Meconema varium* ne stridule pas pendant la journée, — semble bien être un mouvement de friction, mais de faible étendue. Il est accompagné d'un ébranlement de l'abdomen et des cerques dont il paraît être la cause bien plus que l'effet.

Le son produit, surtout, fournit des indications qu'il n'est guère possible de s'expliquer si l'on n'admet pas le frottement des élytres. Le chant du *Meconema varium* est sourd, mais assez fort ; il surpasse en intensité celui de bien des Locustiens munis d'un appareil sonore différencié, tels que l'*Anisoptera dorsale*, par exemple, ou le *Leptophyes punctatissima*. On ne saurait mieux le comparer qu'au bruit obtenu en promenant la pointe émoussée d'un crayon ou d'une allumette sur le treillis d'une toile métallique à mailles serrées (2).

Puisqu'il faut renoncer à trouver l'explication de ce bruit dans le fonctionnement d'un appareil sonore différencié, et que, d'autre part, ses caractères mêmes semblent s'opposer à ce qu'il soit intégralement causé par de simples chocs de l'abdomen contre un corps solide, il reste à examiner ce qui, dans les élytres, serait capable de le produire.

L'examen superficiel des ailes antérieures révèle l'existence d'un semis de denticules disposées, sans ordre apparent, le long de leur bord postérieur, au niveau de la légère saillie que forme ce dernier

(1) Il n'est pas inutile de faire remarquer que, dans l'attitude prise par le *Meconema varium* au moment de la parade, la stridulation n'a pas lieu. Les élytres sont alors dressés à angle droit sur le dos de l'Insecte et l'abdomen, au maximum d'extension, repose par sa face ventrale sur le substratum. Une pondeuse vient-elle à passer à proximité, qu'aussitôt les cerques du mâle, d'une longueur démesurée chez l'espèce étudiée, s'ouvrent à la façon des mors d'une tenaille, s'insinuent sous le corps de la femelle et l'étreignent par les derniers segments de l'abdomen. L'emprise est si brutale que fréquemment la femelle effrayée, dans les efforts qu'elle fait pour se dégager, roule au fond de la cage, entraînant de son poids le mâle qui vient de la saisir.

(2) GERHARDT désigne ce bruit par les mots : *lambourinage* et *ronron*.

vers l'extérieur. La figure 2 représente cette région isolée et légèrement agrandie. Il y a lieu de croire que les denticules contribuent pour une large part à la production des sons.

Il est à remarquer, tout d'abord, que les élytres dans cette région se recouvrent l'un l'autre. Si l'on fait une coupe transversale du corps de l'insecte à ce niveau (fig. 3), on voit qu'une partie de l'élytre gauche disparaît sous l'élytre droit; or cette portion recouverte correspond précisément à la région denticulée.

De plus, la direction des épines n'est pas quelconque; toutes ont la pointe orientée vers le centre de l'élytre.

Enfin, le bord postérieur des élytres présente, à cet endroit, une structure particulière. Au lieu d'être aminci et faiblement chitinisé comme dans la région basale et dans la région terminale de l'organe, il forme un rebord accentué que l'on aperçoit par transparence dans la figure 2, mais dont la figure 3 donne la véritable structure. Le bord de

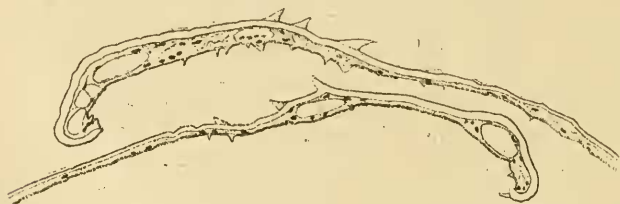


Fig. 3. *Meconema varium* Fabr. ♂. — Portion d'une coupe transversale du corps de l'insecte passant par la région denticulée des élytres. Dans la position du repos l'élytre droit recouvre partiellement l'élytre gauche.

L'élytre droit est épaissi et s'incurve vers le bas, à la rencontre des denticules portées par l'élytre gauche, semble-t-il. N'est-il pas permis de supposer que le frottement du rebord chitinisé de l'élytre droit contre les denticules de l'élytre gauche est la véritable cause de la stridulation?

Une objection pourtant se présente à l'esprit : il existe des denticules sur la face supérieure des deux élytres (figure 2, 3).

On pourrait, à la rigueur, se contenter, pour toute réponse, de rappeler ce qui a été dit plus haut au sujet des *Phasgonura* : les deux élytres du mâle sont construits sur le même type. Rien d'étonnant si les élytres des *Meconema*, qui sont dépourvus d'organe stridulant différencié, sont absolument identiques.

Mais l'objection a une portée beaucoup plus grande, qu'il importe de ne pas restreindre : non seulement les élytres du mâle sont l'un et l'autre armés de denticules et munis d'une cuticule épaisse dans la région de leur bord postérieur adaptée au frottement, mais les élytres offrent la même disposition dans les deux sexes. La femelle des *Mecconema* serait-elle donc, elle aussi, capable de striduler ?

Voici à ce propos quelques observations. Chez la plupart et peut-être chez la totalité des Locustiens mâles possédant un organe de stridulation bien développé, à l'inverse de ce que l'on observe chez bon nombre de Grilloniens, l'élytre gauche recouvre l'élytre droit ; tel est le cas en particulier pour le *Phasgonura viridissima* choisi pour type. C'est ce que FABRE (96) exprimait d'une façon originale en disant : « tous les Locustiens sont gauchers, leur élytre gauche porte l'archet et chevauche sur l'élytre droite (*sic*). D'après la seule espèce que la saison tardive me permette de consulter au moment où j'écris ces lignes, les Grylliens seraient au contraire droitiers ; leur élytre droite chevaucherait sur la gauche » (p. 241-242).

Chez la femelle, les élytres offrent assez souvent la disposition inverse. Dans une même espèce, on trouve, à côté des individus à élytres normalement disposés, d'autres individus présentant l'inversion indiquée. De ce nombre sont, par exemple, le *Phasgonura viridissima*, l'*Anisoptera dorsale*, l'*Uromenus rugosicollis*, le *Phyllominus nodulosus*, le *Chelidoptera brachyptera* et surtout le *Meconema varium*.

Or en pointant les noms des espèces qui présentent cette anomalie, on est amené à constater que l'inversion des ailes est plus rare dans la tribu des *Ephippigerinae* que partout ailleurs.

Il est clair que l'examen d'une collection ne saurait suffire à établir une loi générale ; mais dès maintenant n'est-il pas logique de se demander s'il n'existe pas un lien entre cette particularité et la propriété que possèdent les représentants de cette tribu d'offrir dans les deux sexes un appareil sonore fonctionnel ? Le bon fonctionnement de cet appareil n'exige-t-il pas, au moins chez les Locustiens, une disposition des élytres uniforme, à savoir la superposition de l'élytre gauche à l'élytre droit (1) ?

(1) Le cas des *Ephippigerinae* est classique. Déjà, en 1837, GOUREAU pouvait écrire : « Chez les Sauterelles à longues ailes, les mâles seuls en sont pourvus (l'auteur vient de parler de l'appareil sonore) ; mais dans celles à courtes élytres (*sic*), composant le sous-genre *Ephippiger* de Latr., les femelles jouissent aussi bien que les mâles de la faculté de produire des sons » (p. 44). D'après GRABER (1872), il existerait également un rudiment d'archet

Si l'on admet ce principe, une conclusion s'impose au sujet du *Meconema varium* : chez cette espèce, où l'inversion des élytres est fréquente dans les deux sexes et la présence des denticules régulière sur les deux élytres, le dispositif observé chez le mâle n'est pas un appareil de stridulation proprement dit. Le son est produit par le frottement de deux organes denticulés l'un contre l'autre, sans égard pour la disposition relative de ces organes. L'élytre gauche a la même importance fonctionnelle que l'élytre droit et peut le remplacer en cas d'inversion des ailes.

Ce mode de stridulation serait à rapprocher de celui des Acridiens où le frottement des élytres contre les fémurs immobiles pourrait, à la rigueur, remplacer le frottement des fémurs contre les élytres.

Il ne faut donc pas s'étonner de rencontrer chez la femelle du *Meconema varium* une disposition des élytres à peu près identique à celle que présente le mâle ; la présence des denticules dans les deux sexes équivaut à celle d'un ornement banal et rien ne s'opposerait en théorie à la stridulation de la femelle.

En pratique, cependant, la femelle ne stridule pas ; il faut l'attribuer sans doute à quelques caractères secondaires. Les élytres de la femelle sont moins robustes que ceux du mâle. Ils mesurent 41,5 mm, de longueur au lieu de 42 mm, sont moins fortement chitinisés, spécialement dans la région denticulée ; les denticules y sont aussi moins nombreuses : on compte 65 denticules en moyenne chez la femelle et 70 chez le mâle.

Telles sont les hypothèses que suggère l'examen des élytres du *Meconema varium*. Faut-il restreindre ces essais d'explication à une seule espèce ou faut-il les étendre aux autres représentants de la tribu des *Meconeminae*? La réponse n'est pas des plus aisées ; un examen superficiel des élytres ne suffit pas pour permettre de décider si une espèce stridule ou non ; il faut avoir cette espèce sous la main et pouvoir l'observer vivante.

Pour parler d'abord des *Meconeminae* habitant nos régions, s'il est permis d'éliminer le *Cyrtaspis scutata* aux ailes antérieures très réduites et tout entières cachées par le pronotum, aucune donnée positive ne

chez la femelle des *Leptophyes*. A vrai dire, il existe, sur la face inférieure des élytres de ces Insectes, une nervure en saillie correspondant exactement à la radula du mâle, mais cette nervure est dépourvue de denticules et, dès lors, ne mérite pas le nom que lui prête l'auteur. Il se peut néanmoins que la différenciation soit poussée plus loin chez quelques espèces ; la vérification n'a été faite que sur le *Leptophyes punctatissima*.

permet d'affirmer que le *Meconema brevipenne* ♂ ne stridule pas. Ses élytres lobiformes sont dépourvus d'organe différencié, mais leur structure n'en est pas moins très singulière. Les dilatations sphériques signalées par COBELLI (1908) à l'extrémité de leurs ramifications trachéennes pourraient avoir une part insoupçonnée dans la production des sons.

Parmi les *Meconeminae* exotiques, le seul exemplaire qu'il m'ait été possible d'étudier est le *Nicephora subulata* Bol. originaire des Indes. Les organes du vol y sont réduits dans les deux sexes, spécialement les ailes; mais le mâle possède un appareil stridulant parfaitement constitué, y compris la radula sur les deux élytres. En outre, — et ce détail ne manque pas d'intérêt, — il existe dans les deux sexes un semis de denticules identiques à celles du *Meconema varium*. Chez le mâle, les denticules sont situées tout à côté du tympan, immédiatement auprès de la nervure de friction que porte l'élytre droit, dans la région correspondante sur l'élytre gauche. Ce fait ne vient-il pas confirmer la conclusion tirée des observations faites sur le *Meconema varium* : chez cet Insecte, il n'existe pas d'appareil sonore différencié, mais les denticules qui ornent le bord postérieur des élytres sont situées à une place qui leur permet de jouer à l'occasion le rôle de l'appareil absent?

LISTE BIBLIOGRAPHIQUE.

- 1880 BREHM (A. E.) : Les merveilles de la nature. Les Insectes (Traduction de KUNCKEL D'HERCULAI). Paris.
- 1882 BRUNNER VON WATTENWYL (C.) : Prodrömus der europäischen Orthopteren. Leipzig.
- 1908 COBELLI (R.) : Le élytre des *Meconema brevipenne* Yersin (*Verh. zool. bot. Ges. in Wien*, Bd 58).
- 1896 FABRE (J.-H.) : Étude sur les Locustiens (*Ann. Sc. Nat.*, t. 1).
- 1914 GERHARDT (U.) : Copulation und Spermatophoren von Grylliden und Locustiden (*Zool. Jahrb., System.*, Bd. 37).
- 1876 GIRARD (M.) : Traité d'Entomologie; Paris.
- 1837 GOUREAU (M.) : Essai sur la stridulation des Insectes (*Ann. Soc. ent. de France*, vol. 6).

80 P. CAPPE DE BAILLON. — *La stridulation chez Meconema varium.*

1872 GRABER (V.) : Ueber den Tonapparat der Locustiden, ein Beitrag zum Darwinismus (*Zeitschr. f. wiss. Zoologie*, Bd 22).

1909 SWINTON (A. H.) : The vocal and instrumental music of Insects (*The Zool.*, vol. 43).

